

University of Groningen

## A handful of feathers

van der Meer, Jacob

**IMPORTANT NOTE:** You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

1997

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

van der Meer, J. (1997). A handful of feathers: Studies on the estimation and modelling of temporal and spatial fluctuations in the numbers of birds and their prey. s.n.

**Copyright**

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

**Take-down policy**

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

## Samenvatting

Vogels tellen is niet iets dat alleen de laatste tijd gebeurt. Al in 1912 werd begonnen met het jaarlijks tellen van het aantal broedende koolmezen *Parus major* in Oranje Nassau's Oord bij Wageningen. In Engeland worden vanaf 1928 elk jaar alle kolonies van de blauwe reiger *Ardea cinerea* geteld. Overwinterende wadvogels in noordwest Europa worden sinds de jaren zestig geteld. De vogelonderzoeker die de resultaten van deze tellingen bekijkt, zal zich de vraag stellen: waarom zijn de aantalsveranderingen zoals ze zijn? Deze vraag boeit niet alleen de vogelkenner. Ook de waddenonderzoeker, die al vijfentwintig jaar de in de wadbodem voorkomende schelpen, wormen en kreeftjes telt en wil begrijpen waarom de broedval van een bepaalde soort het ene jaar zoveel groter is dan het andere jaar, de insektenbioloog, die het onregelmatige voorkomen van insektenplagen wil verklaren, en de visserijbioloog, die de haringstand wil voorspellen voor volgend jaar, stellen zich deze vraag.

In hoofdstuk een laat ik zien dat de vraag waarom de aantalsveranderingen zijn zoals ze zijn makkelijk is gesteld, maar niet eenvoudig beantwoord. Aantalsveranderingen zijn het gevolg van wat individuen doen. Gaan ze dood of planten ze zich voort? Verdwijnen ze uit het gebied of komen ze juist binnen? Wat een individu doet hangt af van zijn toestand (zijn leeftijd, zijn grootte, zijn conditie, zijn sociale positie, enzovoort) en die toestand zal in de loop van zijn bestaan veranderen, onder meer als gevolg van veranderingen in de omgeving. Die omgeving verandert echter zelf ook als gevolg van de gedragingen van het individu zelf. De ecooloog die zo'n complex systeem wil begrijpen heeft het niet gemakkelijk. Hij doet er dan ook verstandig aan deelvragen te formuleren, in de hoop dat de antwoorden daarop tezamen enig inzicht kunnen geven op die zo belangrijke vraag in de ecologie: waarom zijn de aantalsveranderingen

gen zoals ze zijn? De verschillende hoofdstukken van dit proefschrift behandelen dergelijke deelvragen.

Het zal duidelijk zijn dat voordat iets gezegd kan worden over het waarom van aantalsveranderingen, men dient te weten hoe die aantalsveranderingen er uit zien. In veel gevallen is het onmogelijk alle exemplaren van een diersoort in een onderzoeksgebied te tellen. De bioloog zal zich moeten beperken tot het nemen van een steekproef. Meestal gaat dat als volgt: het onderzoeksgebied wordt beschouwd als een denkbeeldig "schaakbord", bestaande uit een groot aantal velden. Vervolgens wordt een aselechte steekproef uit de verzameling velden genomen en wordt van elk veld dat in de steekproef terecht gekomen is het aantal aanwezige dieren geteld. Op basis van de verkregen steekproefresultaten kan dan het totaal aantal aanwezige dieren in het onderzoeksgebied geschat worden. De statistische theorie rond het nemen van steekproeven richt zich op de efficiëntie van methodes om betrouwbare schattingen te verkrijgen. In **hoofdstuk twee** van dit proefschrift laat ik zien dat de huidige methode om de in de zeebodem levende kleine dieren te bemonsteren voor verbetering vatbaar is.

Soms komt het voor dat een onderzoeker niet in staat is om een aselechte steekproef te nemen. Zeevogelonderzoekers bijvoorbeeld varen mee met schepen zonder invloed te hebben op de vaarroute. In **hoofdstuk drie** wordt getoond dat met behulp van een statistisch model ook op basis van een niet strikt aselechte bemonstering schattingen van het aantal zeevogels, inclusief betrouwbaarheids-grenzen, verkregen kunnen worden.

Sommige diersoorten, meestal gaat het om vogels, zijn zo makkelijk waar te nemen dat wel de hele populatie geteld kan worden. De praktijk wijst echter uit dat veel tellingen om allerlei redenen incompleet zijn. Niet het gehele gebied wordt altijd geteld. Ook hier kunnen statistische modellen gebruikt worden om de ontbrekende waarnemingen in te vullen. In **hoofdstuk vier** worden ontbrekende scholekster *Haematopus ostralegus* tellingen in het Deltagebied "ingevuld".

De aantallen en de v  
plekken waar een soort vo  
tussen plekken groter zijn  
bioloog geneigd zijn de n  
plekken en de verandering  
name vegetatiekundigen  
om de verschillen in aant  
de fysisch-chemische omg  
parameters van zo'n regre  
malige inventarisatie. Ond  
dieren gebruiken ook de  
modellen. Aangezien de a  
deren in de loop van de tij  
de reikwijdte van zo'n sta  
een beknopte beschrijving  
of kan het model ook gebr  
van veranderingen in de  
len? In **hoofdstuk vijf** besp  
tie tussen met name sedim  
bodemdieren in de Oosters  
schat op basis van een een  
gen voor de aanleg van de  
staat om op basis van de fy  
1989 na de aanleg van de  
demdieren te voorspellen.  
ken, gezien de grote jaar-o  
ren. Wel kon op basis van  
ten opzichte van de gemid  
Dat wil zeggen, de verho  
paalde soort op, bijvoorbe  
zanderige plek was min of

Hoe overwinterende v  
over het wad is het onderw  
Net als in hoofdstuk vijf ga

De aantallen en de veranderingen daarin zullen niet voor alle plekken waar een soort voorkomt gelijk zijn. Wanneer de verschillen tussen plekken groter zijn dan de veranderingen in de tijd, zal de bioloog geneigd zijn de nadruk te leggen op de verschillen tussen plekken en de veranderingen in de tijd te veronachtzamen. Met name vegetatiekundigen gebruiken statistische regressiemodellen om de verschillen in aantalsdichtheid te relateren aan verschillen in de fysisch-chemische omgeving tussen plekken. Meestal worden de parameters van zo'n regressiemodel geschat op basis van een eenmalige inventarisatie. Onderzoekers van de in de zeebodem levende dieren gebruiken ook deze door vegetatiekundigen ontwikkelde modellen. Aangezien de aantallen bodemdieren wel degelijk veranderen in de loop van de tijd, moet de vraag gesteld worden wat dan de reikwijdte van zo'n statistisch model nog is. Is het model alleen een beknopte beschrijving van de op één tijdstip verzamelde dataset of kan het model ook gebruikt worden om bijvoorbeeld de gevolgen van veranderingen in de fysisch-chemische omgeving te voorspellen? In **hoofdstuk vijf** bespreek ik een statistisch model dat de relatie tussen met name sediment-karakteristieken en de dichtheid van bodemdieren in de Oosterschelde beschrijft. De parameters zijn geschat op basis van een eenmalige inventarisatie in 1985, dat wil zeggen voor de aanleg van de stormvloedkering. Het model was niet in staat om op basis van de fysisch-chemische omgeving zoals die er in 1989 na de aanleg van de kering uitzag, de dichtheid van de bodemdieren te voorspellen. Dit mag echter geen verwondering wekken, gezien de grote jaar-op-jaar variatie in de aantallen bodemdieren. Wel kon op basis van het model de relatieve dichtheid (relatief ten opzichte van de gemiddelde dichtheid) goed voorspeld worden. Dat wil zeggen, de verhouding tussen de dichtheid van een bepaalde soort op, bijvoorbeeld, een modderige plek en die op een zanderige plek was min of meer gelijk in beide jaren.

Hoe overwinterende wadvogels zich bij laagwater verspreiden over het wad is het onderwerp van de **hoofdstukken zes en zeven**. Net als in hoofdstuk vijf gaat het er om verschillen in dichtheid tus-

sen plekken te begrijpen, maar de benadering waarvoor gekozen is wijkt nogal af van de regressiemodel-aanpak die in hoofdstuk vijf gehanteerd werd. Het idee is dat de verspreiding van vogels over het wad het best begrepen kan worden, als ervan uitgegaan wordt dat elke individuele vogel zal proberen zijn overlevingskansen te maximaliseren. Daarnaast wordt verondersteld dat de overlevingskansen groter is naarmate de tijd waarin de vogel de per dag benodigde hoeveelheid voedsel kan bemachtigen korter is. Elke vogel zal dus naar die plek toe moeten gaan waar zijn eetsnelheid het hoogst is. Voor het gemak wordt er van uitgegaan dat de vogels alwetend zijn en op elke plek terecht kunnen. Er van uitgaande dat er een positieve relatie is tussen prooidichtheid en eetsnelheid, mag je, gegeven de gemaakte vooronderstellingen, verwachten dat alle vogels zich op de plek met de hoogste prooidichtheid zullen verzamelen. In de praktijk is dit niet zo. Een verklaring kan zijn dat de vogels elkaar in de weg zitten en dat de eetsnelheid omlaag gaat als de vogeldichtheid omhoog gaat. Het gevolg is dat sommige vogels beter naar wat minder prooirijke gebieden kunnen gaan omdat daar ook minder soortgenoten zitten. Er zal een evenwicht ontstaan als geen enkele vogel zijn eetsnelheid kan vergroten door ergens anders heen te gaan. Deze evenwichtstoestand wordt wel de "ideale vrije verdeling" genoemd. Ideaal omdat de vogels precies wisten wat ze te doen stond en vrij omdat ze overal zonder bijkomende kosten naar toe konden gaan. In hoofdstuk zes laat ik zien hoe de voorspelde verdeling afhangt van de vooronderstellingen die gemaakt worden over de relatie tussen eetsnelheid enerzijds en prooi- en vogeldichtheid anderzijds. Kleine verschillen in deze relatie kunnen leiden tot grote verschillen in de verdeling. In hoofdstuk zes ging ik er van uit dat alle vogels van een soort gelijk zijn. In hoofdstuk zeven is dat niet meer zo. Sommige vogels zijn dominant en hebben weinig last van de aanwezigheid van soortgenoten. Andere vogels daarentegen hebben veel last van hun soortgenoten. Ook hier laat ik zien dat kleine verschillen in de veronderstellingen, grote gevolgen hebben voor de voorspelde verdeling. Het leuke van de modellen uit hoofd-

stuk zes en, met name, u kunnen worden om te vo overleven in afhankelijkh veelheid vogels die aan he

In de modellen die orde kwamen, werd slec nomen. Aan het begin van Afhankelijk van de hoev meer of minder prooidier roept de vraag op wat he prooidieren gedurende d in het erop volgende voo hoe de interacties tussen v in de aantalsverandering gegevens over de aanwezig schelpdiersoorten, de kok *coma balthica*, en over de etende wadvogels, de k scholekster, laten zien dat hangt van de relatieve pr netje schommelt de jaarlij geten leeftijdsklassen ron van het nonnetje en van d duidelijke relatie tussen aanwas van jonge schelp weinig invloed is op de re

In hoofdstuk negen gen van twee schelpdie leeftijdsklassen van dezel den kunnen zijn. Het o waarin de vogelsoorten e grootte van de jaar-op-jaar dieren. Deze variatie wor de periode dat de prooidie

stuk zes en, met name, uit hoofdstuk zeven is, dat ze ook gebruikt kunnen worden om te voorspellen hoeveel vogels de winter zullen overleven in afhankelijkheid van de hoeveelheid voedsel en de hoeveelheid vogels die aan het begin van de winter aanwezig zijn.

In de modellen die in de hoofdstukken zes en zeven aan de orde kwamen, werd slechts één enkele winter in beschouwing genomen. Aan het begin van de winter was al het voedsel al aanwezig. Afhankelijk van de hoeveelheid overwinterende vogels bleven er meer of minder prooidieren over aan het einde van de winter. Dit roept de vraag op wat het gevolg is van deze afname in het aantal prooidieren gedurende de winter voor de aanwas van prooidieren in het erop volgende voorjaar. In **hoofdstuk acht** wordt onderzocht hoe de interacties tussen wadvogels en hun prooidieren doorwerken in de aantalsveranderingen van de prooidieren. Vijfentwintig jaar gegevens over de aanwezige aantallen en leeftijdsopbouw van twee schelpdiersoorten, de kokkel *Cerastoderma edule* en het nonnetje *Macoma balthica*, en over de aanwezige aantallen van twee schelpdier-etende wadvogels, de kanoetstrandloper *Calidris canutus* en de scholekster, laten zien dat de mortaliteit van de schelpdieren niet afhangt van de relatieve predatiedruk van wadvogels. Voor het nonnetje schommelt de jaarlijkse mortaliteit van de door wadvogels gegeten leeftijdsklassen rond de 40%, onafhankelijk van de dichtheid van het nonnetje en van de aantallen vogels. Het ontbreken van een duidelijke relatie tussen de grootte van de ouderpopulatie en de aanwas van jonge schelpdieren wijst er op dat vogelpredatie van weinig invloed is op de regulatie van de schelpdierpopulaties.

In **hoofdstuk negen** wordt bekeken hoe de aantalsveranderingen van twee schelpdier-etende vogelsoorten, die verschillende leeftijdsklassen van dezelfde soort eten, van elkaar afhankelijk zouden kunnen zijn. Het ontwikkelde model laat zien dat de mate waarin de vogelsoorten elkaar beïnvloeden te maken heeft met de grootte van de jaar-op-jaar variatie in de aanwas van nieuwe prooidieren. Deze variatie wordt hoogstwaarschijnlijk bepaald gedurende de periode dat de prooidieren zich als larve in zee bevinden.



*"Ach wat zouden mijn eige  
overgelaten, zonder al deze  
tussen hen die gedicht en g  
Hjal*

Ik wil Professor Dr. I. heeft willen optreden. Zijn prijs gesteld. Ik hoop dat inleiding, epiloog en same- ning of grafiek moeten st- dacht en zorg die hij gew- verbeelding van wetensch-

Al mijn collega's op T  
omgeving, waar het elke d  
ik Theunis Piersma en Br  
hun drang om de wereld  
van gedragingen van indi  
rend gewerkt. Ik waardee  
kritisch hebben doorgele